

Interacciones planta-animal en la regeneración de *Quercus pyrenaica*: ecología y gestión

R. Perea^{1,*}, A. San Miguel¹, L. Gil¹

(1) Departamento de Silvopascicultura, Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n 28040, Madrid, España.

* Autor de correspondencia: R. Perea [ramon.perea@upm.es]

Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2014. Interacciones planta-animal en la regeneración de *Quercus pyrenaica*: ecología y gestión. *Ecosistemas* 23(2):18-26. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.04

Los rebollares de *Quercus pyrenaica* son formaciones casi exclusivas de la península ibérica cuya regeneración sexual se encuentra fuertemente comprometida como consecuencia de su estructura dominada por rebrotes de cepa y raíz (monte bajo). El abandono del aprovechamiento histórico de estos rebrotes (leña, carbón, etc.) ha provocado que, actualmente, muchos rebollares se hayan convertido en ecosistemas degradados con exceso de espesura, puntisecado y estancamiento del crecimiento. Este trabajo trata de resumir el estado del conocimiento de las principales interacciones planta-animal en la regeneración sexual de los bosques dominados por el rebollo, con el fin de proporcionar bases científicas para una mejor gestión y conservación de estos ecosistemas. Algunas especies animales (arrendajo, ratón de campo, trepador azul) juegan un papel importante en la dispersión efectiva de las bellotas, lo que contribuye a un mejor flujo génico y a la colonización de nuevos lugares. Sin embargo, la creciente densidad de ungulados silvestres (ciervo, jabalí, etc.) es uno de los factores de mayor amenaza para estos bosques al reducir drásticamente el número de bellotas disponibles para la germinación y limitar el crecimiento y la supervivencia de las nuevas plántulas. Además, existen interacciones multi-tróficas (p. ej. bellota-predador-dispersor) y fenómenos de facilitación (plántula-matorral) que revelan la importancia de las relaciones múltiples en la regeneración de los rebollares. Finalmente, se exponen posibles medidas de gestión encaminadas a facilitar la regeneración sexual de estos sistemas de manera que pueda revertirse la actual situación de estancamiento y decaimiento de muchos rebollares.

Palabras clave: Cambio global; dispersión de bellotas; herbivoría; predación de bellotas; regeneración de robles; restauración

Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2014. 2014. Plant-animal interactions in the regeneration of *Quercus pyrenaica*: Ecology and management. *Ecosistemas* 23(2):18-26. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.04

Pyrenean oak (*Quercus pyrenaica*) forests and woodlands are found almost exclusively in the Iberian Peninsula. Their sexual regeneration is strongly compromised as a result of the predominance of coppice stands. The abandonment of the historical exploitation of root and stump sprouts (for firewood, charcoal, etc.) has caused the degradation of most *Q. pyrenaica* stands, which show evidence of overstocking, top-drying and growth stagnation. This study aims to summarize the state of the art of the main plant-animal interactions involved in the sexual regeneration of *Quercus pyrenaica* in order to provide scientific bases for adequate management and conservation practices. Some animal species (jays, wood mice, nuthatches) play an important role in the effective dispersal of acorns, and contribute to a greater gene flow and the colonization of new areas. However, the current increase in the density of wild ungulate populations (deer, wild boar, etc.) is one of the main threats since ungulates reduce the amount of acorns available for germination and limit seedling growth and survival. Additionally, there are multi-trophic interactions (e.g. acorn-predator-disperser) and facilitation processes (seedling-shrub) that reveal the importance of multiple relationships in the natural regeneration of oaks. Finally, some management recommendations are given to facilitate the sexual regeneration of oak systems so that the predominant situation of stagnation and decay can be reverted.

Key words: Acorn dispersal; acorn predation; global change; herbivory; oak regeneration; restoration

Los rebollares o melojares de *Quercus pyrenaica*: emblema del bosque mediterráneo continental

El rebollo o roble melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.) es un roble de carácter submediterráneo y acidófilo que tolera muy bien los fríos invernales (Costa et al. 1996; Ruiz de la Torre 2006). Es, probablemente, la especie forestal española de periodo vegetativo más corto, por su foliación tardía (Ruiz de la Torre 2006). Los rebollares ocupan zonas submediterráneas de carácter continental (interior peninsular y montañas), formando bosques en unas condiciones difíciles, con limitaciones para el desarrollo de la vida e incluso para la presencia humana y el desarrollo de actividades agrarias (San Miguel et al. 2011). Sin embargo, han sido histórica-

mente muy valorados por la sociedad. Laguna (1864), consideraba que eran un gran recurso para los pueblos propietarios por la gran potencia reproductora de sus cepas, que se aprovechaban mediante turnos de 7 años, ampliados a 8-12 años (Ruiz de la Torre 2006). Tanto su oferta de leña, como la calidad de sus pastos, a los que complementan su ramón y bellotas, proporcionaban importantes beneficios en las economías tradicionales (Laguna 1864; San Miguel 1986; Gil y Torre 2007; Gil et al. 2010). Su gran capacidad de rebrote de cepa y raíz (Calvo et al. 1991; Bravo-Fernández et al. 2008; Valbuena-Carabaña et al. 2009), que está en el origen de su nombre vulgar de "rebollares", ha favorecido su aprovechamiento mediante cortas a matarrasa, confiriéndole una estructura donde predominan los rebrotes (monte bajo) y pies menores de 7.5 cm de

diámetro (Allué y San Miguel 1991; Serrada et al. 1992; Bravo et al. 2008; Valbuena-Carabaña et al. 2009; 2010; Salomón et al. 2013). En la actualidad el aprovechamiento para leñas y carbón es prácticamente anecdótico y ello plantea problemas de exceso de espesura y estabilidad en las masas (Serrada et al. 1994; Montes et al. 2004; Valbuena-Carabaña et al. 2009; San Miguel et al. 2011; Serrada et al. 2011). De hecho, muchas de sus poblaciones se encuentran en estado avanzado de degradación con evidentes muestras de puntisecado, estancamiento del crecimiento, escasa producción de semillas y, por tanto, nula o casi nula regeneración sexual (Montes et al. 2004; Salomón et al. 2013; Fig. 1). Podrían considerarse formaciones “fossilizadas” por su dificultad de regeneración por semilla en las masas de origen asexual y su crecimiento estancado (Fig. 1), fruto de la necesidad de abastecer a una gran cepa de varios siglos de antigüedad, cuya biomasa radicular supera con creces a la biomasa aérea (Salomón et al. 2013). Sin embargo, los montes bajos de rebollo muestran una elevada diversidad genética si se les compara con las formaciones adehesadas (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a; Valbuena-Carabaña y Gil 2013b) y, por tanto, tienen capacidad para evolucionar (adaptarse) ante los nuevos cambios ambientales si se posibilita su regeneración sexual.

Los rebollares son formaciones originales y casi exclusivas de la península ibérica. Tanto es así, que la Directiva Hábitats contempla a estas formaciones como hábitat de interés comunitario –el 9230– (García y Jiménez 2009), y, por tanto, requieren de medidas de conservación y de una gestión adecuada para garantizar su persistencia y su funcionalidad, especialmente ante los nuevos retos de cambio global. Es evidente que se debe revertir la situación actual de colapso en el crecimiento así como su incapacidad de fructificar, resultantes de un histórico aprovechamiento para leñas que favoreció la regeneración asexual. Todo ello exige asegurar la regeneración sexual de las masas que existen en la actualidad.

Los fuertes cambios socioeconómicos acaecidos durante las últimas décadas (abandono rural, reducción del sector primario, globalización de mercados y cambios en las demandas sociales, entre otros) han generado profundas modificaciones en los usos del suelo, que se han convertido en el principal impulsor directo del cambio para este tipo de bosques (San Miguel et al. 2011). Este cambio en los usos del suelo, junto con los posibles efectos de las variaciones climáticas (cambio climático) y la nueva percepción de los bosques por la sociedad suponen un nuevo contexto que requiere de un enfoque multidisciplinar que aborde la dinámica de los diferentes tipos de rebollares ante diferentes modelos de gestión (Roig et al. 2007; Serrada et al. 2011; Crespo y García 2013). Los datos comparativos del II y III Inventario Forestal Nacional (IFN) reflejan un incremento considerable de la espesura de estos bosques, habiéndose multiplicado por 2.4 el área basimétrica en los últimos 10 años. Además, la superficie cubierta por rebollares está aumentando y supera, actualmente, el millón de ha (5.7% de la superficie forestal de España), de las cuales un 54 % están caracterizadas como estructuras en monte bajo (MAGRAMA 2011; SECF 2010). Sin embargo, el origen asexual parece ser el predominante en

todas sus manifestaciones, ya que esta clasificación (IFN) atiende al número de pies y su diámetro, y no al origen, el cual, teniendo en cuenta las clasificaciones de inventarios anteriores es fundamentalmente asexual, al haber engrosado los rebrotes que dejaron de ser pastoreados o cortados (Valbuena-Carabaña et al. 2009; Crespo y García 2013).

Los rebollares son bosques ricos en especies animales, especialmente las forestales, que interactúan directa o indirectamente con muchas de las especies vegetales que conforman el rebollar (Zamora y Camacho 1984; Soria 1987; Suárez y Santos 1988; Calvo y Peris 1993; 1994; Echevarría y Echevarría 1998; Sanz 2001; Gómez et al. 2003; Díaz 2006; García y Jiménez 2009; Perea et al. 2012a). Los trabajos científicos que abordan la especie *Quercus pyrenaica* son escasos en comparación con los numerosos estudios que existen sobre otras especies del género *Quercus* (Tabla 1). Sin embargo, los trabajos que profundizan en la regeneración natural de esta especie y, específicamente, las que consideran las interacciones planta-animal en su ciclo de regeneración, son proporcionalmente más abundantes que para otras especies del mismo género (Tabla 1). El objetivo principal de este trabajo es resumir el estado de conocimiento de las principales interacciones planta-animal en la regeneración de los bosques dominados por el rebollo, con el fin de proporcionar bases científicas para una mejor gestión y conservación de estos sistemas.

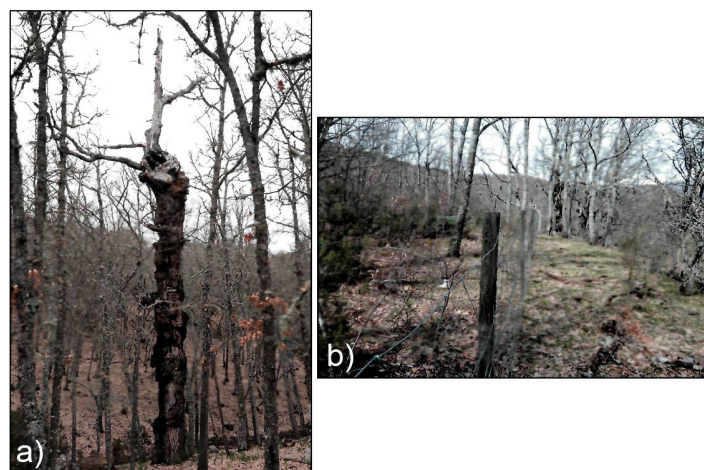


Figura 1. a) Rebollar en alta espesura con ausencia de regeneración y con individuos mostrando decaimiento y puntisecado (Navas de Estena, Ciudad Real); b) Rebollar con herbivoría (derecha del vallado) y sin grandes ungulados (izquierda) tras 8 años de acotado al pastoreo. Se aprecia la entrada de elementos retamoides (*Cytisus scoparius* y *Genista florida*) y los primeros brinzales de rebollo en la zona vallada (Montejo de la Sierra, Madrid).

Figure 1. a) Pyrenean oak stand at high density, with no sexual regeneration and with some individuals showing decay and top-drying (Navas de Estena, Ciudad Real province); b) Pyrenean oak stand with herbivory pressure (right part of the fence) and with no herbivory (left part) after 8 years of ungulate exclusion. In the enclosure (left), some shrub species (*Cytisus scoparius* and *Genista florida*) and oak seedlings and saplings can be seen (Montejo de la Sierra, Madrid province)

Tabla 1. Número y porcentaje de publicaciones que estudian la especie *Quercus pyrenaica* en comparación con las relativas a *Quercus* sp. incluidas en el Journal Citation Reports® según diferentes temáticas. Fuente: Isi Web of Science a fecha 17 de marzo de 2014.

Table 1. Number and percentage of publications studying *Quercus pyrenaica* in comparison to those examining *Quercus* sp. according to the Journal Citation Reports® and for different topics. Source: Isi Web of Science on the 17th of March 2014

	Estudios con <i>Quercus</i> sp.			Estudios con <i>Quercus pyrenaica</i>		
	Total	Con fauna	Sobre regeneración	Total	Con Fauna	Sobre regeneración
Nº de publicaciones	36152	2440	1507	415	75	45
Porcentaje relativo	100 %	6.7 %	4.2 %	100 %	18.1 %	10.8 %
Porcentaje de <i>Q. pyrenaica</i> respecto del total (por temáticas)				1.1 %	3.1 %	3.0 %

Importancia de las interacciones planta-animal en la regeneración de *Quercus pyrenaica*

Los rebollares, como cualquier otra formación de *Quercus*, están sometidos a numerosas interacciones con animales (Pulido 2002). En la **Figura 2** se observan algunas de las especies animales que intervienen a lo largo del ciclo de regeneración sexual de los rebolleros. En ella se aprecia que son muchas y de muy diferentes grupos las especies que intervienen, desde pequeños insectos hasta grandes vertebrados. Sus frutos, las bellotas, al igual que en otras especies de *Quercus* suponen uno de los recursos alimenticios más importantes para la fauna dado el alto valor nutritivo de sus cotiledones (Vázquez 1998; Rodríguez-Estévez et al. 2008) y la época de producción (otoño-invierno), cuando escasean otros recursos y se aproxima una estación difícil para la fauna: el invierno. Asimismo, numerosos herbívoros, incluido el ganado, se alimentan de hojas y ramillos de *Q. pyrenaica* durante su corto periodo vegetativo, pudiendo provocar importantes daños en la regeneración (Gómez et al. 2003; Perea y Gil 2014a; 2014b; Fig. 2). Otras especies animales utilizan las oquedades de los rebolleros como lugar de nidificación (p. ej. rapaces nocturnas, quirópteros) o aprovechan los insectos que se desarrollan bajo sus cortezas

(Calvo y Peris 1994) sin suponer *a priori* importantes cambios en la dinámica forestal. Por último, numerosas especies de insectos (fundamentalmente Hymenoptera, Lepidoptera y Coleoptera) se alimentan de hojas, ramillos y frutos de los rebolleros (Gómez-Aizpurua 1984; Soria 1986; 1987; Sanz 2001; Perea et al. 2012a). Ejemplo de ello son las avispias (familia Cynipidae) que generan las características agallas, o los gorgojos (familia Curculionidae) cuyas larvas se alimentan de las bellotas (Fig. 2).

Sin embargo, las complejas interacciones entre el mundo vegetal y el animal durante las diferentes fases del ciclo de regeneración (fructificación, dispersión, germinación, emergencia, crecimiento) son, en muchos casos, insuficientemente conocidas como consecuencia de la cantidad de factores que en él participan (Perea 2012). Su conocimiento, sin embargo, resulta fundamental para comprender la ecología de las especies, incluyendo el ciclo de regeneración, la estructura genética y la dinámica de las poblaciones. Por ello, el estudio de las interacciones planta-animal resulta imprescindible y requiere de una aproximación multidisciplinar con el fin de conocer en profundidad la ecología de la especie, permitiendo, así, establecer medidas de gestión adecuadas que garanticen la regeneración exitosa ante las nuevas circunstancias ambientales y socioeconómicas.

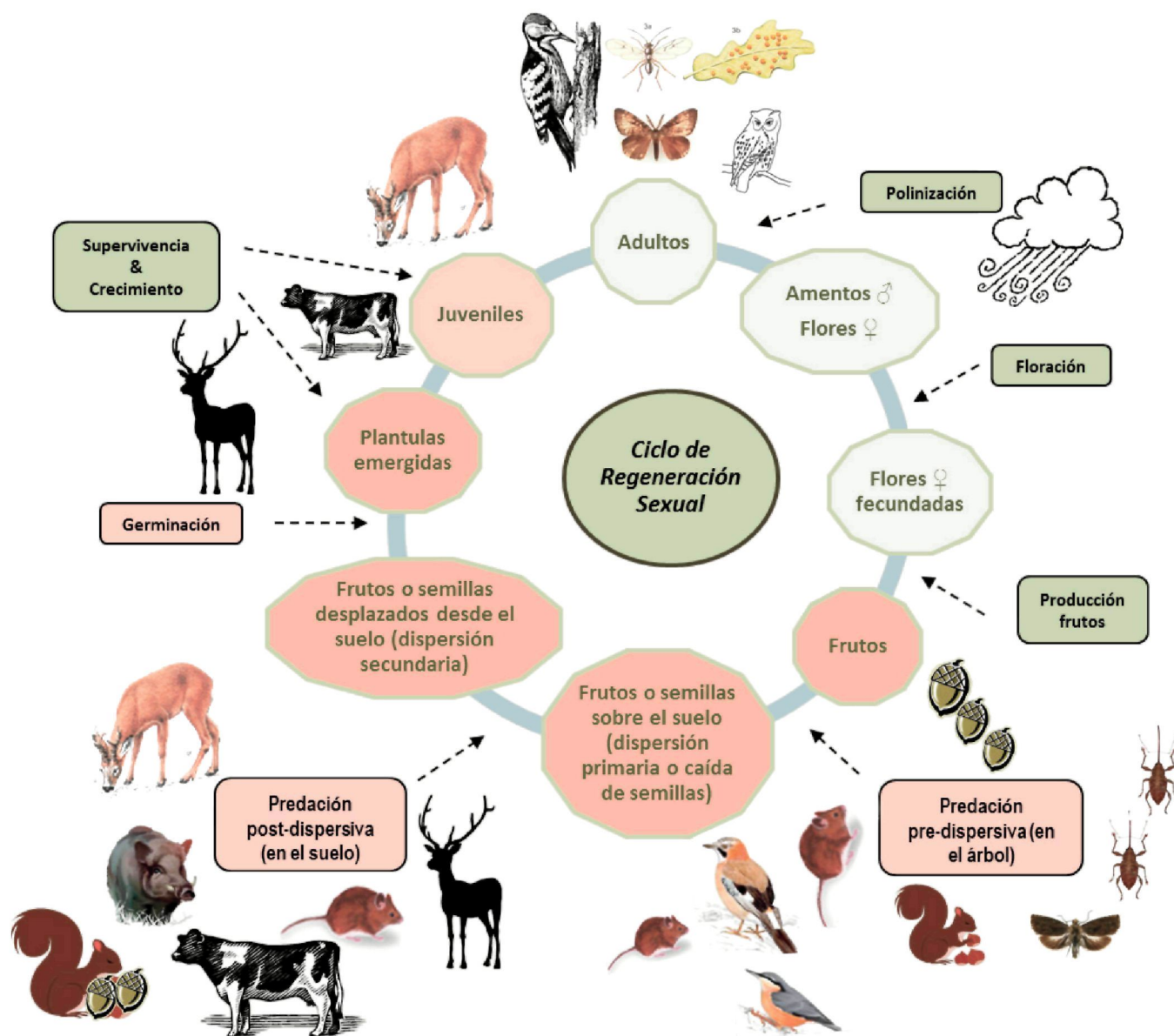


Figura 2. Esquema del ciclo de regeneración de *Quercus pyrenaica*, incluyendo las principales especies animales que interactúan con la especie. Modificado de Perea (2011)

Figure 2. Diagram showing the regeneration cycle of *Quercus pyrenaica*, with some of the main animal species that interact with the tree. Modified from Perea (2011)

Los consumidores de bellotas: ¿mutualismo o antagonismo?

Las bellotas son el medio fundamental por el cual los rebollos intercambian genes y se desplazan en el espacio. Muchas semillas, incluidas las bellotas, necesitan de agentes externos (bióticos o abióticos) que aseguren su desplazamiento. Con este propósito de dispersión por agentes bióticos (animales) el género *Quercus* ha desarrollado uno de los frutos más apetecidos y nutritivos de los bosques: las bellotas (Vander Wall 1990). Las especies animales que utilizan las bellotas de *Quercus* como fuente de alimento son muchas: desde pequeños invertebrados (p. ej. larvas de Coleoptera o Lepidoptera) hasta grandes vertebrados (cérvidos, ganado, jabalí, etc.) pasando por numerosas especies menudas (roedores, aves, lagomorfos) (Gómez et al. 2003; Leiva y Fernández-Alés 2005; Pulido y Díaz 2005; Pérez-Ramos et al. 2007; Perea et al. 2011b; Mancylla-Leyton et al. 2012; Perea et al. 2012a; Fig. 2). Además, muchas de estas especies pueden presentar, puntualmente, altas densidades poblacionales que pueden provocar un consumo masivo de bellotas (Leiva y Fernández-Alés 2005; Pérez-Izquierdo y Pulido 2013).

Hay especies animales que se comportan exclusivamente como predadores de bellotas, sin intervenir en la dispersión efectiva de las semillas, lo que limita el número de propágulos sexuales. Ejemplos de importantes predadores de bellotas de rebollo son el jabalí (*Sus scrofa*), el ganado doméstico o los cérvidos (ciervo –*Cervus elaphus*–, corzo –*Capreolus capreolus*–, gamo –*Dama dama*–; Gómez et al. 2003; Perea 2011). El embrión de las bellotas ingeridas es destruido y separado de los cotiledones al pasar por el tracto digestivo de estos animales. Estas relaciones serían, pues, ejemplos de relaciones antagonistas. Sin embargo, otras especies con comportamiento almacenador contribuyen activamente a la dispersión de las bellotas. Las bellotas de *Quercus pyrenaica*, al menos en los rebollares del centro peninsular, son fundamentalmente dispersadas por roedores como el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) y aves como el arrendajo (*Garrulus glandarius*) o el trepador azul (*Sitta europaea*) (Perea et al. 2011a). Estas relaciones son consideradas mutualismos pues tanto el animal como la planta se ven beneficiadas del resultado de la interacción. Al enterrar las bellotas los dispersores, éstas quedan protegidas de las inclemencias del tiempo (heladas, sequía) y de las acciones de otras especies animales (pisoteo, predación) con lo que la probabilidad de que se mantengan viables y germinen se incrementa considerablemente (Perea et al. 2012a). Cabe recordar que las bellotas son semillas recalcitrantes que germinan inmediatamente después de su dispersión, al ser metabólicamente activas y, por tanto, la deshidratación supone la pérdida de su capacidad germinativa (Berjak y Pammenter 2008). El rebollo es, entre los *Quercus* ibéricos, el menos tolerante a la deshidratación de sus bellotas, puesto que no germina con un contenido de humedad inferior al 30 % (Salomón et al. 2012) y, por ello, resulta fundamental el papel de los dispersores como “enterradores” de bellotas (Perea et al. 2012a). Sin embargo, no todas las relaciones entre plantas y animales se sitúan en ambos extremos (antagonismo-mutualismo) sino que muchas de ellas son variables y se encuentran a lo largo del *continuum* que va desde el antagonismo puro (predación de todas las semillas manipuladas) al mutualismo puro (dispersión efectiva de todas las semillas). En el caso particular del género *Quercus* es difícil que se produzca un mutualismo puro pues las bellotas no pueden satisfacer las demandas de los consumidores sin que el embrión o sus cotiledones se vean dañados. Las bellotas son frutos cuyo embrión, en el caso del rebollo, supone tan solo un 0.12 % del volumen total de la bellota (Perea et al. 2012a), siendo el resto, fundamentalmente, reservas (hidratos de carbono y lípidos) destinadas a la germinación y posterior desarrollo de la nueva plántula tal y como ocurre en otras especies de *Quercus* (Ovington y MacRae 1960; Shaw 1974; Bonfil 1998; Vázquez 1998). Las bellotas de rebollo disponen de reservas adicionales (más allá de las necesarias para una correcta germinación), lo que podría estar relacionado con una mayor atracción para la fauna dispersora, habiéndose observado que las bellotas

toleran el consumo parcial de hasta 1/3 de su biomasa sin alterar su capacidad germinativa en laboratorio (Perea et al. 2011b). Por otra parte, la desproporcionada cantidad de recursos en las bellotas en general y las de *Q. pyrenaica* en particular hace improbable que las larvas de insectos dañen el embrión, máxime cuando las puestas se realizan en la parte basal del fruto, opuesta a la zona donde se desarrolla dicho embrión (Yi y Yang 2010; Perea et al. 2012a). De esta manera muchas bellotas de rebollo resultan parcialmente consumidas tan sólo por su parte basal, dejando el embrión y parte de los cotiledones intactos (Perea et al. 2011b). Estas bellotas parcialmente consumidas son capaces de regenerar nuevas plántulas en campo, si bien en una menor proporción que si hubieran quedado completamente intactas (Perea et al. 2011b).

Así pues, las bellotas, para su dispersión efectiva, han de ser desplazadas intencionadamente, pero sin ser ingeridas, en lo que se denomina *sincoria* (Besnier 1989). La posición a lo largo del *continuum* antagonismo-mutualismo en la que se encuentra una interacción concreta entre una planta y un animal depende de muchos factores (Schupp et al. 2010; Perea et al. 2013a). El ejemplo más evidente es el caso de los roedores como predadores o dispersores de bellotas. Factores tales como la disponibilidad de bellotas (ratio bellotas/población de roedores), la calidad y el tamaño de la bellota, la distribución y abundancia de microhábitats preferidos o la etología del roedor pueden alterar el balance final de semillas efectivamente dispersadas (Gómez et al. 2008; Muñoz y Bonal 2011; Perea et al. 2011c; Pérez-Ramos et al. 2013). El comportamiento del animal es pieza fundamental en el destino final de las bellotas. Hay roedores que almacenan sus semillas en grandes alijos (larder-hoarding), localizadas en puntos concretos (todas las semillas juntas) donde las plántulas derivadas de estas semillas tienen que competir fuertemente entre ellas y cuya probabilidad de ser encontradas y, por tanto, predadas por esta u otra especie es alta (Vander Wall 1990). Las ardillas rojas (*Sciurus vulgaris*) son un ejemplo representativo de este tipo de interacciones, más próximas al antagonismo que al mutualismo. Otras especies dispersan las semillas individualmente y en diferentes puntos (scatter-hoarding), favoreciendo la dispersión en varios micrositios, lo que reduce la competencia entre las futuras plántulas y dificulta que otros animales o conespecíficos encuentren las bellotas. Es el caso del arrendajo o del ratón de campo, cuyo comportamiento dispersor está más cerca del mutualismo que del antagonismo, puesto que dispersan grandes cantidades de bellotas de diferentes especies de *Quercus* a distancias considerables (Bossema 1979; Gómez 2003; Den Ouden et al. 2005; Pons y Pausas 2007; Perea et al. 2011c). En el caso particular del ratón de campo y *Q. pyrenaica*, diferentes estudios han mostrado que las distancias pueden ser más largas de lo esperado como consecuencia de los sucesivos movimientos dispersivos que puede sufrir una misma bellota, alcanzándose distancias superiores a los 130 m, en cinco o más movimientos (Perea et al. 2011c); o, incluso, mayores distancias como ha sido evidenciado a través del flujo genético mediante marcadores moleculares (Valbuena-Carabaña et al. 2005), al estar situados los parentales varios cientos de metros por debajo del regenerado, en altitudes muy inferiores. El arrendajo está considerado el dispersor a larga distancia más activo, ya que alcanza distancias de dispersión de hasta 1 km para bellotas de *Q. ilex* (Gómez 2003) y, por tanto, es probable que represente el vector de dispersión más importante a larga distancia en *Q. pyrenaica*, favoreciendo la colonización de nuevas zonas y el intercambio genético (Perea et al. 2011a). Sin embargo, las poblaciones de arrendajos, al menos en los rebollares del centro peninsular, son considerablemente más bajas (0.8 ± 0.1 ind/ha) que las de ratón de campo (10.8 ± 4.5 ind/ha; Perea et al. 2011a), lo que hace pensar que la población de roedores pudiera manipular un mayor número de bellotas, máxime cuando el ratón dispersa a distancias mucho más cortas. Sin embargo, un solo arrendajo es capaz de dispersar miles de bellotas en un año (Bossema 1979), recuperando, probablemente, una porción muy pequeña de ellas, tal y como sucede con arrendajos de Norteamérica (DeGange et al. 1989; Lanner 1996). Sin embargo, es probable que las aves con elevada movilidad (p. ej. arrendajos y palomas torcaces) no se vean

atraídas hacia los rebollares con baja fructificación, por el tiempo que supone la búsqueda de bellota frente a otro *Quercus* con mayores niveles de producción, p. ej. las encinas *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Pulido y Díaz 2005). Esto se ha comprobado para otras especies veceras (robles, olmos, etc.), observándose una mayor atracción de la avifauna en zonas o años de mayor producción (Shaw 1968; Perea et al. 2013b).

Aunque el ratón actúa, fundamentalmente, como dispersor secundario (desde el suelo) y el arrendajo como primario (desde el árbol), es importante destacar que ambos pueden acceder a bellotas de *Q. pyrenaica* en árbol y suelo, respectivamente (Perea et al. 2011a), lo que pone de manifiesto posibles interacciones entre ambos dispersores como ocurre en otros sistemas (Thayer y Vander Wall 2005). En ese sentido el carácter sésil de la bellota de *Q. pyrenaica* facilita el acceso del pequeño roedor al fruto. Por último, otras aves, como el trepador azul (*Sitta europaea*), también dispersan bellotas de rebollo, si bien no suelen enterrar las semillas bajo el suelo sino desplazarlas a oquedades de troncos, o entre los líquenes, por lo que caen muchas veces al suelo, lejos de su árbol madre (Perea et al. 2011a), aunque sin superar en muchos casos movimientos de más de 40 m (Moreno et al. 1981).

Triple interacción: bellota-predador-dispersor

Numerosas especies de insectos escogen el interior de los frutos para alimentarse y desarrollar su fase larvaria. Las bellotas de rebollo no quedan exentas de esta particularidad y son básicas para el desarrollo y supervivencia de estos insectos, especialmente los gorgojos (*Curculio* spp.) y, en menor medida las larvas del lepidóptero *Cydia fagiglandana*, alcanzándose años en que el porcentaje de afección llega hasta el 82 % en rebollares del centro peninsular (Perea et al. 2012b). A pesar de ello, las bellotas infestadas de *Q. pyrenaica* germinan y se establecen si el embrión no resulta dañado (Perea et al. 2012b) como ocurre también en otras especies de *Quercus* (Steele et al. 1993; Branco et al. 2002; Bonal et al. 2007). Las larvas del gorgojo empiezan a desarrollarse cuando la bellota inmadura está aún en el árbol y emergen de la misma tras su caída en otoño. Estas bellotas atacadas quedan sobre el suelo a disposición de posibles predadores o dispersores secundarios, que condicionarán su destino final, produciéndose interacciones multi-tróficas o triples interacciones (p.ej. bellota-gorgojo-roedor). A raíz de la infestación por gorgojos se genera una doble tipología de semillas atacadas (con la larva en el interior y con la larva ya emergida de la bellota) que puede alterar considerablemente el proceso dispersivo y, en definitiva, la regeneración de los rebollares (Perea et al. 2012b). Así, los roedores son capaces de distinguir entre estos dos tipos de bellotas infestadas, no sólo en *Q. pyrenaica* (Perea et al. 2012b) sino también en otras especies de *Quercus* (Steele et al. 1996; Muñoz y Bonal 2008), prefiriendo aquellas que contienen aún la larva en su interior en detrimento de las infestadas con la larva ya emergida de la bellota, que son mayoritariamente rechazadas. Es interesante destacar que las bellotas de rebollo infestadas con la larva aún en el interior son capaces de contribuir a la regeneración natural de los robles de una manera similar a las bellotas sanas, aunque en menor proporción, ya que sufren una predación mayor (total y parcial) y se encuentran más expuestas a agentes nocivos (ungulados, heladas, desecación); en primer lugar porque son menos preferidas por los roedores que las bellotas sanas y, por tanto, permanecen más tiempo sobre el suelo y, en segundo, porque son depositadas por los roedores sobre el suelo con mayor frecuencia que las sanas, que son mayoritariamente almacenadas bajo tierra (Perea et al. 2012b). Como complemento, las distancias de dispersión son menores en comparación con las sanas, lo que disminuye su potencial colonizador de nuevos ambientes (Perea et al. 2012b). Sin embargo, las bellotas de *Q. pyrenaica* con la larva ya emergida (ausente de la bellota) y con abundantes excrementos de la propia larva (baja palatabilidad) son mayoritariamente rechazadas y dejadas sobre el suelo, por lo que su contribución a la regeneración se estima prácticamente nula (Perea et al. 2012b). Por último, las plántulas de rebollo originadas a partir de bellotas sanas suelen presentar una mayor biomasa aérea (Perea et al. 2012b) tal y como ocurre con otras especies de *Quercus* (Branco et al. 2002; Bonal et al. 2007). No obstante, esta mayor producción de biomasa aérea podría deberse a una mejor deposición de la bellota y, especialmente, a una mayor masa cotiledonar (menor consumo parcial) ya que, en experimentos de laboratorio, sólo existieron diferencias en el sistema radicular entre bellotas con mayor y menor peso, lo que explicaría que las bellotas de mayor peso presenten una parte radical mejor desarrollada, origen de esa mayor biomasa aérea (Perea et al. 2011b; 2012b). Este ejemplo de triple interacción (bellota-insecto-roedor) pone de manifiesto la importancia de las interacciones múltiples en la regeneración de los rebollares y la importancia de considerar la infestación de bellotas dentro de la comunidad de dispersores potenciales.

Supervivencia de plántulas: Impacto de las poblaciones de ungulados

Una vez que las bellotas han germinado, las nuevas plántulas recién emergidas se encontrarán en un determinado biotopo en el que abundan diferentes especies animales. Los nuevos tejidos, recién producidos, suponen una atractiva fuente de alimento para los herbívoros. Entre los numerosos fitófagos destacan los grandes ungulados por su capacidad de ingerir gran cantidad de biomasa y provocar importantes daños al incipiente regenerado. El ganado doméstico ha sido tradicionalmente el gran consumidor de hojas, ramillos y bellotas de rebollo durante los pasados siglos (Ruiz de la Torre 2006; Gil et al. 2010). En las últimas décadas las poblaciones de ungulados silvestres (ciervo, corzo, jabalí, gamo, muflón, cabra montés, etc.) han crecido de manera espectacular, tanto en extensión (superficie) como en densidad (Porter 1994; San Miguel et al. 2010; Massei et al. 2011) y están produciendo importantes daños no sólo en el regenerado sino también en la disponibilidad de bellotas que pudieran originar nuevas plántulas de rebollo (González-Hernández et al. 2002; Gómez et al. 2003; Perea et al. 2012a). Los cambios en el uso del suelo, especialmente el incremento de la superficie forestal, así como el abandono rural y el alto valor económico de la caza mayor están favoreciendo altas densidades de ungulados que alcanzan en muchos territorios valores superiores a los 50 ind/km² (González-Hernández et al. 2002; Perea et al. 2014).

Actualmente la supervivencia de plántulas de rebollo durante el primer año no suele superar el 20 % en Sierra Nevada (Gómez et al. 2003). En el Parque Nacional de Cabañeros (Montes de Toledo) la supervivencia durante el primer periodo vegetativo fue del 8 %, y algo mayor (10 %) en las poblaciones del Sistema Central (Perea y Gil 2014b). En el Parque Nacional de Cabañeros el 83 % de las muertes fueron producidas por los ungulados, especialmente por jabalíes a finales de invierno y principios de primavera (febrero-abril) y por el ramoneo de los cérvidos cuando la hierba está agostada (junio-septiembre). Es importante destacar que estos valores varían considerablemente dependiendo del microhábitat donde se encuentre la plántula. La cobertura de matorral protege, en general, a las plántulas de rebollo del daño por los herbívoros (Gómez et al. 2003; Perea y Gil 2014a), especialmente si la especie de matorral es poco palatable (Perea y Gil 2014a). Las plántulas que se establecen en zonas sin cobertura (claros de bosque, zonas de pasto, etc.) tienen una probabilidad mínima de sobrevivir al año siguiente (<2.5 %) frente a probabilidades del 10-15 % (dependiendo del tipo de matorral) para plántulas que crecen bajo cobertura de arbustos (Perea y Gil 2014a). Este efecto protector puede variar en función de la especie de matorral y de ungulado. Así, en un estudio en Montes de Toledo, especies poco palatables de la familia de las Labiadas, ricas en compuestos aromáticos, protegieron mejor las plántulas de rebollo frente al ramoneo de los cérvidos mientras que matorrales espinosos como las zarzamoras (*Rubus ulmifolius*) las protegieron mejor del daño causado por el jabalí, que consiste en descujar la plántula del suelo mediante hozaduras (Perea y Gil 2014a). Por tanto, la efectividad de cada especie de matorral a la hora de prote-

ger las plántulas depende del tipo de daño causado por el ungulado (ramoneo vs. hozadura) y del tipo de mecanismo de defensa predominante en cada especie de matorral (Perea y Gil 2014a).

Influencia del año meteorológico

Las tasas de supervivencia de plántulas de rebollo pueden verse fuertemente afectadas por el déficit hídrico (Gómez et al. 2003; Rodríguez-Calcerrada et al. 2008; Perea y Gil 2014a). En años húmedos, la supervivencia en Montes de Toledo tras el primer verano fue del 24.5 % frente a valores de 9.0 % para años meteorológicamente secos (Perea y Gil 2014a). Si bien la disponibilidad de humedad puede jugar un papel fundamental en los *Quercus* mediterráneos (Rey-Benayas 1998; Valladares et al. 2004; Rodríguez-Calcerrada et al. 2008), en ecosistemas dominados por ungulados silvestres la supervivencia en años húmedos se incrementa, debido principalmente a una menor afección por los herbívoros ramoneadores. Así, en ambientes xéricos estas tasas de menor daño por herbívoros son, fundamentalmente, consecuencia de una mayor disponibilidad de hierba verde (alimento preferido) a lo largo del periodo vegetativo. Sin embargo, en años secos la disponibilidad de hierba verde es escasa en cantidad y en tiempo (se agosta rápidamente), lo que provoca que los herbívoros tengan que ramonear durante un periodo mucho más largo (4-5 meses), con el consecuente daño a las plántulas. El efecto conjunto de estrés biótico (ramoneo) y abiótico (sequía) al que se ven sometidas las plántulas en un año seco (especialmente si se encuentran sin cobertura de matorral) hace que su probabilidad de supervivencia sea muy baja. Algunos de los impactos que se predicen con el cambio climático en regiones mediterráneas afectan, precisamente, al estrés abiótico (p. ej. intensidad de sequías), que junto con los cambios de uso del suelo que incrementan el estrés biótico (presión de herbívoros), pueden provocar importantes efectos sinérgicos que comprometan la supervivencia de las nuevas plántulas.

Es importante destacar que el clima de la región determina el microhábitat más adecuado para el crecimiento de la plántula. En el Sistema Central, con clima más húmedo (~900 mm anuales) y periodo vegetativo más corto (junio-octubre), las plántulas de rebollo crecen mejor en ausencia de matorral, mientras que en ambientes más xéricos, con periodos vegetativos más largos (abril-octubre), parece que las plántulas crecen más (medidas más largas) bajo cobertura de matorral (Perea y Gil 2014b), posiblemente debido al efecto facilitador del matorral que reduce la fuerte evapotranspiración en las poblaciones más meridionales. Sin embargo, cuando existe una fuerte presión herbívora las características del mesoclima no determinan qué microhábitat es el más idóneo para la supervivencia. Así, rebollares del Sistema Central y del sur peninsular muestran mayores tasas de supervivencia bajo coberturas de matorral independientemente del clima y de las tasas de crecimiento, como consecuencia de la prevalencia del impacto de los herbívoros (estrés biótico) sobre el posible impacto del déficit hídrico (Perea y Gil 2014b). Esto pone de relieve el predominio del estrés biótico sobre el abiótico en poblaciones dominadas por ungulados (Perea y Gil 2014b).

Posibles medidas de gestión ante el cambio global

Aunque en la actualidad la superficie de rebollares se está viendo incrementada notablemente como consecuencia de los cambios de uso de suelo y el abandono rural, la estructura de sus formaciones no es la más deseable, como lo evidencia el regenerado masivo de origen asexual (rebrotos), que al engrosar genera problemas de exceso de espesura y ausencia de crecimiento en altura, así como puntiseado en años de veranos secos. La densidad de rebrotos puede alcanzar varios miles por hectárea, lo que exige actuaciones selvícolas de reducción de pies (Serrada et al. 1994; Salomón et al. 2013). Más importante es la ausencia de regeneración sexual al existir una escasa producción de bellota y una prácticamente nula supervivencia de las plántulas. Así pues, muchos de los rebollares se han convertido en ecosistemas "fósiles" degradados y estancados con una escasa diversidad estructural,

por falta de clases diamétricas de mayor tamaño (Gil et al. 2010; Crespo y García 2013). La conversión de montes bajos (regeneración predominantemente asexual: por brotes de cepa o raíz) a montes altos (regeneración sexual) a través de los denominados resalvos es una práctica común en algunos rebollares (San Miguel 1986; Serrada et al. 1994; Cañellas et al. 1994, Cañellas et al. 2004; Valbuena-Carabaña et al. 2009; Salomón et al. 2013). Consiste en seleccionar aquellos pies más vigorosos, que son respetados por la corta (resalvos), y eliminar los dominados, disminuyendo la espesura y esperando reducir la competencia entre los pies con el fin de que alcancen etapas maduras de producción de bellotas, y se facilite el intercambio genético. Sin embargo, dichas actuaciones, de elevado coste económico, parecen no haber dado el resultado esperado (Cañellas et al. 2004) pues la escasa biomasa aérea remanente tras el resalvo es incapaz de alimentar la gran biomasa radicular de las cepas de rebollo, que pueden llegar a superar los 100 m² de superficie (Valbuena-Carabaña et al. 2008; Salomón et al. 2013).

A pesar de la importancia de la fauna en el ciclo de regeneración de estos bosques, la gestión de las poblaciones animales suele quedar relegada a un segundo plano. La combinación de matorral con zonas carentes de él (hierba) favorece tanto la actividad de los roedores (Perea et al. 2011c) como la de los arrendajos, que prefieren enterrar las bellotas bajo matorral (Villar-Salvador et al. 2011). Asimismo, la presencia de zonas arboladas próximas (p. ej. pinares) favorece la actividad dispersora de los arrendajos, que prefieren cobertura forestal para enterrar las bellotas de las diferentes especies de *Quercus* (Gómez 2003; Pons y Pausas 2007), contribuyendo a la colonización de nuevas zonas. Además, la presencia de matorral en alternancia con zonas despejadas (hierba) incrementa la supervivencia de las plántulas de rebollo en aquellos lugares donde abundan los ungulados (ganado, cérvidos, jabalí, etc.) si bien está por determinar qué cobertura de matorral es la idónea para facilitar los procesos de dispersión y establecimiento y reducir la pérdida de crecimiento debido a la competencia plántula-arbusto en los ambientes mésicos (Perea y Gil 2014b). El vallado resulta una práctica útil para reducir la presión de herbívoros (Fig. 1b) e incrementar la actividad de los roedores, pues altas densidades de ungulados reducen las poblaciones de roedores (Muñoz et al. 2009). Esta actuación puede ser recomendable en zonas altamente degradadas con exceso de ungulados aunque puede suponer un elevado coste económico tanto por la instalación del vallado como por la pérdida de renta (p. ej. aprovechamiento de pastos, caza, etc.).

En rebollares muy degradados es aconsejable establecer medidas dirigidas a la restauración del ecosistema a través, por ejemplo, de plantaciones de brinzales (Ruiz de la Torre 2006). Si las plantaciones se llevan a cabo en ausencia de vallado es importante tener en cuenta la carga ganadera, el tipo de ganado y las poblaciones de ungulados silvestres. La utilización de plántulas de 2 ó más años en la plantación, con la bellota ya podrida podría evitar el daño por jabalí ya que estos animales buscan ávidamente la bellota adherida a las plántulas recién emergidas con el consecuente daño al regenerado. Asimismo, se podría cercenar la bellota en plántulas de un año con el fin de evitar una atracción mayor de los suidos (Perea y Gil 2014a), ya que en muchos casos ni siquiera el vallado evita el acceso de estos animales. En el caso de efectuar siembras de bellotas resulta fundamental el enterramiento de las mismas (2-3 cm) imitando el comportamiento de los principales dispersores (arrendajo y roedores) con el fin de reducir la predación por cérvidos, la pérdida de humedad de los cotiledones y los posibles daños por helada (Vázquez 1998; Perea et al. 2012a). En este sentido es recomendable proteger la bellota a través de protectores químicos o físicos para reducir la posible predación por roedores o jabalíes, ya que ambos son capaces de localizarlas bajo tierra (Perea et al. 2012a). Sin embargo, la utilización de capsaicina (repelente químico) aplicado en bellotas de *Q. ilex* ha resultado infructuosa como repelente de vertebrados y, además, provocó una disminución del 50 % en la tasa de emergencia de las plántulas (Leverkus et al. 2013).

En zonas con fuerte presión de herbívoros podrían aprovecharse las especies arbustivas poco o nada palatables que medran en la zona como protectores naturales (facilitadores) de las plántulas. Si abunda el jabalí, es recomendable utilizar especies con ramas intrincadas y espinescientes mientras que si abundan los ungulados ramoneadores es recomendable utilizar arbustos ricos en compuestos químicos que reduzcan la palatabilidad (p.ej. taninos, aceites, fenoles, terpenoides, etc.) y protejan, así, la plántula de rebollo subyacente (Perea y Gil 2014a). El conocimiento de la preferencia de los ungulados por las distintas especies arbustivas resulta esencial para elegir los arbustos protectores (Fernández-Olalla et al. 2006; Perea et al. 2014). Además, en ambientes xéricos estos arbustos parecen facilitar el crecimiento de los rebollos (Perea y Gil 2014b), probablemente al reducir la fuerte evapotranspiración como ocurre en otros *Quercus* (Gómez-Aparicio et al. 2008; Smit et al. 2008; Rolo et al. 2013). Sin embargo, en ambientes mésicos las plántulas de rebollo parecen crecer mejor en micrositios con bastante luz (Ruiz de la Torre 2006; Rodríguez-Calcerrada et al. 2008; Perea y Gil 2014b) y, por tanto, la cobertura de matorral sólo facilitaría a las plántulas si la densidad de herbívoros es elevada. Por consiguiente, es probable que la utilización de especies arbustivas o protectores artificiales que retengan mejor la humedad y repelan los herbívoros se convierta en una práctica habitual para favorecer los rebollos ante los nuevos cambios ambientales, como la frecuencia e intensidad de las sequías o el incremento de la presión herbívora.

Por último, el ataque por insectos, especialmente los gorgojos, es de difícil predicción. Los riesgos previsibles por el cambio climático se centran en la acción de plagas y enfermedades (Serrada et al. 2011) y, así, el impacto de los gorgojos podría verse alterado al variar, por ejemplo, la fenología de ambas especies y su período de actividad, incrementando o disminuyendo la sincronía de la interacción. Una posibilidad para reducir la afección por estos insectos es emplear el control biológico. Por ejemplo, se podrían favorecer las poblaciones de aquellas especies dispersoras de bellotas que a su vez se alimentan de las larvas (p. ej. los ratones de campo o el trepador azul; Perea et al. 2012b). Para ello es necesario continuar con nuevos estudios acerca de las interacciones múltiples con idea de entender el funcionamiento de estos bosques y buscar el equilibrio deseado. Parece evidente que la reducción de las poblaciones de ungulados resulta imprescindible para asegurar la regeneración sexual de estas formaciones. Sin embargo, la tendencia actual es la inversa, con poblaciones crecientes de estos animales, especialmente el jabalí y los cérvidos (Fuller y Gill 2001; San Miguel et al. 2010; Massei et al. 2011; Perea et al. 2014). Estos ungulados no sólo reducen la cantidad de propágulos de rebollo sino que también están modificando la dinámica sucesional de estos bosques favoreciendo las especies pioneras (menos apetecidas) de familias como Labiatae o Cistaceae (Perea et al. 2014), reduciendo las poblaciones de especies propias de etapas más maduras (arbustos de mayor talla) que facilitarían la dispersión y establecimiento de los futuros rebollos.

Referencias

- Allué, M., San Miguel, A. 1991. Estructura, evolución y producción de tallares de *Quercus pyrenaica* Willd. en el centro de España. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 0: 35-48.
- Berjak, P., Pammenter, N.W. 2008. From Avicennia to Zizania: Seed recalcitrance in perspective. *Annals of Botany* 101(2): 213-228
- Besnier, F. 1989. *SEEDS: biology and technology*. Oxford University Press. Spain. 637 pp
- Bonal, R., Muñoz, A. 2007. Multi-trophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia* 152:533-540.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85:79-87.
- Bossemma, I. 1979. Jays and oaks: An eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1-117.
- Branco, M., Branco, C., Merouani, H., Almeida, M.H. 2002. Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology and Management* 166:159-164
- Bravo-Fernández, J.A., Roig, S., Serrada, R. 2008. Silvicultura del monte bajo. En: Montero, G., Serrada, R., Reque, J.A. (eds.), *Compendio de Silvicultura Aplicada en España*, pp. 657-744. INIA-Fucovasa. Madrid. España.
- Calvo, J., Peris, S. 1993. Evolución estacional de dos comunidades de aves de rebollos (*Quercus pyrenaica* Willd.) en centro-oeste peninsular. Análisis cualitativo. *Mediterránea Serie Biológica* 14:31-46.
- Calvo, J., Peris, S. 1994. Uso estructural del hábitat por una comunidad de aves en bosques de rebollo (*Quercus pyrenaica*, Willd.). *Pinos* 143-144:17-31.
- Calvo, L., Tarrega, R., de Luis, E. 1991. Regeneration in *Quercus pyrenaica* ecosystems after surface fire. *International Journal of Wildland Fire* 1(4):201-210.
- Cañellas, I., Montero, G., San Miguel, A., Montoto, J.L., Bachiller, A. 1994. Transformation of rebollo oak coppices into open woodlands by thinning at different intensities. Preliminary results. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 3 (Fuera de Serie): 71-79.
- Cañellas, I., Del Río, M., Roig, S., Montero, G. 2004. Growth response to thinning in *Quercus pyrenaica* Willd. coppice stands in Spanish central mountain. *Annals of Forest Science* 61:243-250
- Costa, M., Morla, C., Sainz, H. 1996. *Los Bosques Ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta. Barcelona. España.
- Crespo, A., García, I. 2013. *Manual de tipificación, inventario y gestión de rebollos*. Junta de Castilla y León. Agresta. Soria. España.
- De Gange, A.R., Fitzpatrick, J.W., Layne, J.N., Woolfenden, G.E. 1989. Acorn harvesting by Florida scrub jays. *Ecology* 70: 348-356.
- Den Ouden, J., Jansen, P.A., Smit, R. 2005. Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in north-western Europe. En: Forget, P.M., Lambert, J., Hulme, P.E., Vander Wall, S.B. (eds.), *Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment*, pp 223-240. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Díaz, L. 2006. *Estructura del hábitat y avifauna de los robledales del Sistema Central*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. España.
- Echevarría, J.M., Echevarría, E. 1998. Los Buprestidae Leach (Coleoptera) del melojar de La Herrería y las dehesas de fresnos de del alto Guadarrama. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 21:7-9.
- Fernández-Olalla, M., Muñoz Igualada, J., Martínez-Jauregui, M., Rodríguez-Vigal, C., San Miguel-Ayanz, A. 2006. Selección de especies y efecto del ciervo (*Cervus elaphus* L.) sobre arbustados y matorrales de los Montes de Toledo, España central. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 15 (3):329-338.
- Fuller, R.J., Gill, R.M.A. 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74:193-199.
- García, I., Jiménez, P. 2009. 9230 Robledales de *Quercus pyrenaica* y robledales de *Quercus robur* y *Quercus pyrenaica* del Noroeste ibérico. En: VV.AA. (eds.), *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. 66 p.
- Gil, L., Torre, M. (ed.) 2007. *Atlas forestal de Castilla y León*. Ediciones de la Junta de Castilla y León. Valladolid. España. 2 vols.
- Gil, L., Alonso, J., Aranda, I., González, I., Gonzalo, J., López de Heredia, U., et al. 2010. *El Hayedo de Montejo: una gestión sostenible*. Comunidad de Madrid. Madrid. España.
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26:573-584.
- Gómez, J.M., García, D., Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180:125-134.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of holm oaks. *Oecologia* 155:529-537
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J., Hódar, J.A. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: micro- habitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19:161-172.
- Gómez-Aizpurua, C. 1984. Lepidópteros huéspedes de *Quercus pyrenaica* Willd., de la Herrería y del *Pinus sylvestris* L., del monte Abantos. *SHI-LAP Revista de Lepidopterología* 12(46): 173.

- González-Hernández, M.P., Meirinho, M., Costa, L. 2002. Efectos de las altas densidades de ciervo sobre la vegetación del parque natural de O Ivemadouro (Ourense). Implicaciones en su manejo y conservación. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 14:129-134
- Laguna, M. 1864. *Memoria de reconocimiento de la Sierra de Guadarrama bajo el punto de vista de la repoblación de sus montes*. Madrid, Imprenta Nacional, 47 pp.
- Lanner, R.M. 1996. *Made for each other, a symbiosis of birds and pines*. Oxford Univ. Press.
- Leiva, M.J., Fernández-Alés, R. 2005. Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *balota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands: its effect on acorn germination and seedling emergence. *Forest Ecology and Management* 212:221-229
- Leverkus, A.B., Castro, J., Puerta-Piñero, C., Rey-Benayas, J.M. 2013. Suitability of the management of habitat complexity, acorn burial depth, and a chemical repellent for post-fire reforestation of oaks. *Ecological Engineering* 53:15-22.
- MAGRAMA 2011. *III Inventario Nacional Forestal*. Servicio de Publicaciones del Organismo Autónomo Parques Nacionales, (OAPN), Madrid, España. Disponible en: <http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/inf3.aspx>.
- Mancilla-Leyton, J.M., Cambrolle, J., Vincente, A.M. 2012. The impact of the common rabbit on cork oak regeneration in SW Spain. *Plant Ecology* 2013:1503-1510
- Massei, G., Roy, S., Bunting, R. 2011. Too many hogs? A review of methods to mitigate impact by wild boar and feral hogs. *Human-Wildlife Interactions* 5(1):79-99.
- Montes, F., Cañellas, I., del Río, M., Calama, R., Montero, G. 2004. The effects of thinning on the structural diversity of coppice forests in Spain. *Annals of Forest Science* 61(8):771-779
- Moreno, J., Lundberg, A., Carlson, A. 1981. Hoarding of individual nuthatches *Sitta europaea* and marsh tits *Parus palustris*. *Ecography* 4:263-269.
- Muñoz, A., Bonal, R. 2008. Seed choice by rodents: learning or inheritance? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:913-922.
- Muñoz, A., Bonal, R. 2011. Linking seed dispersal to cache protection strategies. *Journal of Ecology* 99:1016-1025.
- Muñoz, A., Bonal, R., Díaz, M. 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology* 10:151-160.
- Ovington, J.D., MacRae, C. 1960. The growth of seedlings of *Quercus petraea*. *Journal of Ecology* 48: 549-555.
- Perea, R. 2011. *Dispersión y predación de semillas por la fauna: Implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid
- Perea, R. 2012. Dispersión y predación de semillas por la fauna: Implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados. *Ecosistemas* 21:224-229.
- Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011a. Flying vs. climbing: factors controlling arboreal seed removal in oak-beech forests. *Forest Ecology and Management* 262:1251-1257
- Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011b. Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration. *Journal of Ecology* 99:194-201.
- Perea, R., San Miguel, A. y Gil, L. 2011c. Acorn dispersal by rodents: the importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology* 12:432-439.
- Perea, R., San Miguel, A., Martínez-Jáuregui, M., Valbuena-Carabaña, M. y Gil, L. 2012a. Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. *European Journal of Forest Research* 131:623-631
- Perea, R., López, D., San Miguel, A., Gil, L. 2012b. Incorporating insect infestation into rodent seed dispersal: Better if the larva is still inside. *Oecologia* 170(3):723-733
- Perea, R., Delibes, M., Polo, M., Suárez-Esteban, A., Fedriani, J.M. 2013a. Context-dependent fruit-frugivore interactions: partner identities and spatio-temporal variation. *Oikos* 122: 943-951.
- Perea, R., Venturas, M., Gil, L. 2013b. Empty seeds are not always bad: simultaneous effect of seed emptiness and masting on animal seed predation. *Plos One* 8(6):e65573. doi:10.1371/journal.pone.0065573
- Perea, R., Gil, L. 2014a. Tree regeneration under high levels of wild ungulates: The use of chemically vs. physically-defended shrubs. *Forest Ecology and Management* 312:47-54
- Perea, R., Gil, L. 2014b. Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: Biotic vs. abiotic mechanisms of plant facilitation. *European Journal of Forest Research* 133:525-534
- Perea, R., Girardello, M., San Miguel, A. 2014 (en prensa). Big game or big loss? High deer populations are threatening woody plant diversity and vegetation dynamics. *Biodiversity and Conservation* 23:1303-1318.
- Perez-Izquierdo, L., Pulido, F. 2013. Spatiotemporal variation in acorn production and damage in holm oak (*Quercus ilex*) dehesa. *Forest Systems* 22:106-113
- Pérez-Ramos, I., Marañón, T., Lobo, J.M., Verdú, J.R. 2007. Acorn removal and dispersal by the dung beetle *Thorectes lusitanicus* Jeckel: ecological and evolutionary implications. *Ecological Entomology* 32:349-356
- Pérez-Ramos, I.M., Verdú, J.R., Numa, C., Marañón, T., Lobo, J.M. 2013. The comparative effectiveness of rodents and dung beetles as local seed dispersers in Mediterranean oak forests. *Plos One* DOI: 10.1371/journal.pone.0077197
- Pons, J., Pausas, J.G. 2007. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153:903-911.
- Porter, W.F. 1994. Burgeoning ungulate populations in national parks: is intervention warranted? En: McCullough, D.R., Barrett, R.H. (eds.), *Wildlife 2001: populations*, pp. 304-312. Elsevier, Nueva York. Estados Unidos.
- Pulido, F.J. 2002. Ecología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de los bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5-15.
- Pulido, F.J., Díaz, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Ecoscience* 12:92-102
- Rey Benayas, J.M. 1998. Growth and mortality in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading in Mediterranean set-aside agricultural lands. *Annales des Sciences Forestières* 55:801-807.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Mutke, S., Alonso, J., Gil, L., Pardos, J.A., Aranda, I. 2008. Influence of overstory density on understory light, soil moisture, and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 17(1):31-38.
- Rodríguez-Estévez, V., García, A., Mata, C., Perea, J.M., Gómez, A. G. 2008. Dimensiones y características nutritivas de las bellotas de los *Quercus* de la dehesa. *Archivos de Zootecnia* 57:1-12.
- Roig, S., Río, M., Ruiz-Peinado, R., Cañellas, I. 2007. Tipología dasométrica de los rebollares (*Quercus pyrenaica* Willd.) de la zona centro de la península ibérica. En: Actas XLVI Reunión Científica de la SEEP, pp. 535-542. Vitoria. España.
- Rolo, V., Plieninger, T., Moreno, G. 2013. Facilitation of holm oak recruitment through two contrasted shrub species in Mediterranean grazed woodlands. *Journal of Vegetation Science* 24:344-355
- Ruiz de la Torre, J. 2006. *Flora Mayor*. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid
- Salomón, R., Lorenzo, Z., Valbuena-Carabaña, M., Nicolás, J.L., Gil, L. 2012. Seed recalcitrant behavior of Iberian *Quercus*: a multispecies comparison. *Austrian Journal of Forest Science* 129(3-4):182-201
- Salomón, R., Valbuena-Carabaña, M., Gil, L., González-Doncel, I. 2013. Clonal structure influences stem growth in *Quercus pyrenaica* coppices: bigger is less vigorous. *Forest Ecology and Management* 296:108-118.
- San Miguel, A. 1986. Experiencias españolas sobre aprovechamientos silvopascícolas en tallares de quejigo (*Quercus faginea* Lam.) y rebollo (*Q. pyrenaica* Willd.). En: Fundação Calouste Gulbenkian (Ed.), *I Congresso Florestal Nacional de Portugal*, pp. 286-289. Lisboa, Portugal.
- San Miguel, A., Perea, R., Fernández-Olalla, M. 2010. Wild ungulates vs. Extensive livestock. Looking Back to Face the Future. *Options méditerranéennes* 92:27-34
- San Miguel, A., Perea, R., Roig, S., Fernández-Olalla, M. 2011. Capítulo 6. Bosque y matorral mediterráneo continental. En: Montes, C.; Santos, F.; Benayas, J. (Coord.). *La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de España. Síntesis de resultados*, pp. 236-239. Fundación Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Madrid. España.
- Sanz, J.J. 2001. Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to Pyrenean oak. *Ecological Research* 16:387-394
- Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.
- SECF 2010. *Situación de los bosques y del sector forestal en España*. Sociedad Española de Ciencias Forestales. Madrid. España.

- Serrada, R., Allué, M., San Miguel, A. 1992. The coppice system in Spain. Current situation, state of art and major areas to be investigated. *Annali dell'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura* 23:266-275.
- Serrada, R., González, I., López, C., Marchal, B., San Miguel, A., Tolosana, E. 1994. Dasometric classification and alternative silvopastoral uses of rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) stands in Madrid. Design of a pilot project. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 3:79-88.
- Serrada, R., Aroca, M.J., Roig, S., Bravo, J.A., Gómez-Sanz, V. 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático en el sector forestal. Notas sobre gestión adaptativa de las masas forestales ante el cambio climático*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid, España.
- Shaw, M.W. 1968 Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in north Wales. I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology* 56:565-583.
- Shaw, M.W. 1974. The reproductive characteristics of oak. En: Morris, M.G., Perring F.H. (eds.), *The British oak, its history and natural history*, pp. 162-181. Classey for Botanical Society of the British Isles. Faringdon, Reino Unido.
- Smit, C., den Ouden, J., Díaz, M. 2008. Facilitation of holm oak recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 19:193-200.
- Soria, S. 1986. Lepidópteros defoliadores de *Quercus pyrenaica* Willdenow en la zona centro de España: Identificación, cría artificial, bionomía y análisis comparativo de tratamientos químicos. Tesis doctoral. E.T.S.I. Montes. Universidad Politécnica de Madrid
- Soria, S. 1987. Lepidópteros defoliadores de *Quercus pyrenaica* Willdenow 1805. *Boletín de Sanidad Vegetal*. Fuera de serie n.º 7. 302 pp.
- Steele, M.A., Knowles, T., Bridle, K., Simms, E.L. 1993. Tannins and partial consumption of acorns: implications for dispersal of oaks by seed predators. *American Midland Naturalist* 130:229-238
- Steele, M.A., HadjChikh, L.Z., Hazeltine, J. 1996. Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis*: responses to weevil-infested acorns. *Journal of Mammalogy* 77:305-314
- Suárez, F., Santos T. 1988. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de un rebollar de la submeseta norte. *Miscellanea Zoologica* 12: 379-383.
- Thayer, T.C., Vander Wall, S.B. 2005. Interactions between Steller's jays and yellow pine chipmunks over scatter-hoarded sugar pine seeds. *Journal of Animal Ecology* 74:365-374
- Valbuena-Carabaña, M., González-Martínez, S.C., Sork, V.L., Collada, C., Soto, A., Goicoechea P.G., Gil, L. 2005. Gene flow and hybridisation in a mixed oak forest [*Quercus pyrenaica* Willd. and *Q. petraea* (Matts.) Liebl.] in central Spain. *Heredity* 95(6): 457-465
- Valbuena-Carabaña, M., González-Martínez, S.C., Gil, L. 2008. Coppice forests and genetic diversity: a case study in *Quercus pyrenaica* Willd. from Central Spain. *Forest Ecology and Management* 254: 225-232.
- Valbuena-Carabaña, M., Delgado, S., Lorenzo, Z., González-Doncel, I., Gil, L. 2009. Caracterización de cepas en talleres de *Quercus pyrenaica* Willd. En: 5º Congreso Forestal. Ávila. SECF, Palencia, España. Disponible en: <http://www.congresoforestal.es>
- Valbuena-Carabaña, M., López de Heredia, U., Fuentes-Utrilla, P., González-Doncel, I., Gil, L. 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162:492-506.
- Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. 2013a. Genetic resilience in a historically profited root sprouting oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) at its southern boundary. *Tree Genetics and Genomes* 9(5):1129-1142.
- Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. 2013b. ¿Reduce el aprovechamiento en monte bajo de *Quercus pyrenaica* Willd. sus niveles de diversidad genética? En: 6º Congreso Forestal Español. Vitoria SECF, Palencia, España. Disponible en: <http://www.congresoforestal.es>
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J.J., Corcuera, L., et al. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: Valladares, F. (Coord.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp. 163-190. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid. España.
- Vander Wall, S.B. 1990. *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press. Chicago. Estados Unidos.
- Vázquez, F.M. 1998. *Semillas de Quercus: biología, ecología y manejo*. Consejería de Agricultura y Comercio. Junta de Extremadura. Badajoz. España. 211 pp.
- Villar-Salvador, P., Pérez, L., Cuevas, J., González, T. 2011. Acorn dispersal pattern by jay (*Garrulus glandarius*) in a Mediterranean shrubland. En: 12th European Ecological Federation Congress, Ávila (Spain). AEET. Madrid, España.
- Yi, X.F., Yang, Y.Q. 2010. Large acorns benefit seedling recruitment by satiating weevil larvae in *Quercus aliena*. *Plant Ecology* 209:291-300
- Zamora, R., Camacho, I. 1984. Evolución estacional de la comunidad de aves en un robledal de Sierra Nevada. *Doñana Acta Vertebrata* 11:129-150.